Nº 19. **R. Koch** und **H. Burla,** Zürich. — Ausbreitungsleistungen von *Drosophila subobscura* und *Drosophila obscura* im Laboratoriumsversuch. (Mit 8 Abbildungen.)

Zoologisches Museum der Universität Zürich.

Die Ausbreitung bei *Drosophila* ist ein sehr komplexes Geschehen, bei dem Orientierungsleistungen, physiologische Bedingungen und Umwelteinflüsse zusammenspielen (Burla u. Greuter 1959 *a*, 1960). In der vorliegenden Veröffentlichung wird über Ausbreitungsversuche berichtet, die im Laboratorium in Anlehnung an die Methode von Sakai et al. (1957) mit zwei *Drosophila*-Arten durchgeführt wurden und in welchen verschiedene Bedingungen variiert werden konnten.

Material und Methode.

Verwendet wurden *D. obscura* und *D. subobscura*, zwei in der Schweiz häufige Arten, die morphologisch ähnlich sind, sich aber in ihrer Verteilung über die Biotope unterscheiden (Burla 1951, Burla und Greuter 1959 *b*).

Die Versuchsanordnung ist in Abb.1, welche einen Versuchsgläser-„Satz“ zeigt, dargestellt. Für die Versuche standen 10 solcher „Sätze“ zur Verfügung. Sie fanden in Klimakammern statt, in denen Temperatur, relative Feuchtigkeit und Beleuchtung konstant gehalten wurden. Bei Versuchsbeginn wurden ins zentrale Gefäss 100 Fliegen nur einer Art eingefüllt. Nach bestimmten Zeiten, die aus den Abbildungen ersichtlich sind, wurden diejenigen Fliegen gezählt, welche sich in die äusseren Tuben ausgebreitet hatten. Die Summen der festgestellten Zahlen ergaben die in den Abbildungen wiedergegebenen Werte.

In den folgenden Kapiteln sind diejenigen Faktoren einzeln besprochen, deren Einfluss auf die Ausbreitungsleistung festgestellt werden konnte.

Temperatur.

Es wurden je Art 25 Versuche bei 18° und ebensoviele Versuche bei 25° C durchgeführt. Abb. 2 zeigt die durchschnittlichen

Ausbreitungsleistungen im Verlauf der 24 Stunden dauernden Experimente. *D. subobscura* breitete sich stärker aus als *D. obscura*, ein Befund, der sich in der Regel auch bei den andern Versuchen wiederholte. *D. subobscura* dislozierte bei 18° stärker als bei 25°, *D. obscura* umgekehrt stärker bei 25° als bei 18° C.

Es ist anzunehmen, dass im Bereich der Vorzugstemperatur die Tiere relativ ruhig sind (Zwicky, 1949). Auf Grund dieser Annahme können die Versuchsergebnisse so interpretiert werden,



Abb. 1.
„Satz" aus 5 kommunizierenden Versuchstuben mit Mais-Agar-Hefe-Futter.

dass *D. subobscura* eine wärmeadaptierte Art ist, die bei „Kälte" (18° C) ihre Aktivität steigert, während umgekehrt *D. obscura* eine kälteadaptierte Art ist, die durch „Wärme" (25° C) zur Fortbewegung angeregt wird.

Licht.

Der Einfluss des Lichtes auf die Ausbreitung wurde nicht eingehend untersucht, dagegen zeigten Vorversuche, dass die Ausbreitungsrate mit steigender Lichtintensität zunimmt. Dabei wirkt wohl das Licht als Stimulans. Sein Einfluss nimmt mit anhaltender Einwirkung ab. Fliegen, die vor dem bei Licht durchgeführten

Versuch während 16 Std. im Dunkeln gehalten worden waren, breiteten sich um 15—400% stärker aus als ihre Artgenossen, die sich schon vor dem Versuch in einem hellen Raum befunden hatten.

Relative Feuchtigkeit.

Verschiedene relative Feuchtigkeiten wurden erzielt, indem in den Versuchtstuben anstelle der Futterböden Schwefelsäure verschiedener Konzentration eingefüllt wurde (Wilson 1921). Damit die Fliegen nicht mit der Flüssigkeit in Berührung kamen, wurden über dem Säurespiegel Zwischenböden aus Glasfasertuch montiert. In total 10 Versuchen je Art wurden die Fliegen relativen Feuchtigkeiten von 20, 40, 60, 80 und 100% ausgesetzt. Für *D. subobscura* lag das Ausbreitungsmaximum bei 80%, das Minimum bei 20—40% r. F., *D. obscura* hatte dagegen das Maximum bei 20%, das Minimum bei 100% r. F. Abb. 3 zeigt das Ergebnis einer zweiten Versuchsserie mit den relativen Feuchtigkeiten 25, 75 und 100%. Auch hier ist das Aktivitätsminimum für *D. subobscura* bei trockener, für *D. obscura* aber bei feuchtigkeitsgesättigter Luft. Nimmt man ähnlich wie beim Temperaturfaktor an, dass die Fortbewegung bei Vorzugsbedingungen am geringsten ist, so besagen die Ergebnisse, dass *D. subobscura* eine trockenadaptierte, *D. obscura* eine feuchtadaptierte Art ist.

Luftdruck.

Der Einfluss des Luftdruckes auf die Ausbreitungsleistung zeigte sich zunächst in Versuchsserien, bei denen alle Bedingungen konstant gehalten wurden, der atmosphärische Druck jedoch schwankte. Es erwies sich, dass bei einem niederen Barometerstand von ca. 712 mm Hg die Fliegen beider Arten weitaus träger waren als beim normalen Wert von 720 mm Hg. Zur Prüfung des Druckeinflusses wurden pro Art je 20 Versuche in Druckkammern ausgeführt, in welchen mittels Wassersäulen Druckunterschiede gegenüber dem Normaldruck von 10 mm Hg nach oben und unten erreicht werden konnten. Beide *Drosophila*-Arten zeigten Ausbreitungsleistungen, wie sie in Abb. 4 für *D. subobscura* dargestellt sind, nämlich eine höchste Ausbreitungsleistung bei Normaldruck, eine gleichgrosse oder geringere Ausbreitungsleistung bei Ueberdruck und eine wesentlich geringere Ausbreitungsleistung bei Unterdruck. Wahrscheinlich ist weniger der absolute Druck als

vielmehr eine Druckschwankung ausschlaggebend. Möglicherweise sind es auch bei anderen Umweltfaktoren vor allem die raschen Bedingungsänderungen, auf welche die Fliegen empfindlich reagieren.

Alter des Futters.

Mit beiden Arten gleichzeitig wurden insgesamt 16 Versuche durchgeführt, in denen zwei Sorten Futter geboten wurde. In der einen Hälfte der „Sätze“ befand sich frisches Futter, das nicht älter als 1 Tag war, in der anderen Hälfte war 7—8 Tage altes Futter. Das alte Futter unterschied sich vom frischen unter anderem dadurch, dass es von Larven durchsetzt und saurer war. Die Ergebnisse dieser Versuche sind in Abb. 5 wiedergegeben. Beide Arten breiten sich auf frischem Futter stärker aus als auf altem. Wiederum tritt *D. subobscura* als die aktivere Art in Erscheinung.

Auf Grund einer 1:1 — Erwartung wurden für beide Arten gesondert Chi-Quadrate berechnet (Tab. 1). Es zeigte sich, dass der Ausbreitungsunterschied zwischen Fliegen, die auf frischem bzw. altem Futter gehalten waren, bei *D. obscura* bedeutend grösser

TABELLE 1.

Statistische Sicherung der Unterschiede zwischen den Ausbreitungsraten bei frischem und altem Futter, für D. subobscura (sub) *und D. obscura* (ob).

Die zwei ersten Zeilen enthalten Chi-Quadrate, die auf Grund einer 1:1-Erwartung berechnet wurden. Die Chi-Quadrate für Heterogenität (dritte Zeile) wurden nach der Vierfeldertafel berechnet. * = 5%, ** = 1% Irrtumswahrscheinlichkeit. Durchwegs ein Freiheitsgrad.

Art		11′	22′	45′	90′	3 h.	6 h.	12 h.	24 h.
sub	χ^2	0,10	1,37	0,84	2,47	5,73*	4,40*	3,04	4,88*
ob	χ^2	10,28**	12,96**	13,36**	9,52**	11,00**	16,00**	12,48**	12,96**
	χ^2 Het.	7,00**	6,35*	7,39**	3,56	2,53	5,37*	4,47*	3,76

ist als bei *D. subobscura.* Die Chi-Quadrate in der untersten Zeile zeigen, dass die beiden Arten verschieden stark auf den Umwelteinfluss „Alter des Futters“ reagieren.

Fütterungszustand der Imagines.

In 20 Versuchen wurde der Einfluss des Fütterungszustandes untersucht. Fliegen, die unmittelbar vor Versuchsbeginn während 12 Stunden auf frischem Standardfutter gehalten worden waren, wurden verglichen mit solchen, die die gleiche Zeit ohne Futter verbracht hatten. Schon kurz nach Versuchsbeginn war ein starker Aktivitätsunterschied zwischen den zwei Mustern zu erkennen, indem sich die Hungertiere bedeutend stärker ausbreiteten als die gefütterten (Abb. 7). Die Kurven für Hungertiere verlieren aber bald an Steigung, was als Erschöpfung interpretiert werden muss. Umgekehrt nimmt die Ausbreitungsleistung der vorher gefütterten Tiere im Lauf der Zeit zu; offenbar handelt es sich dabei um eine Hungerreaktion. Die betreffenden Sicherungen finden sich in Tab. 2.

TABELLE 2.

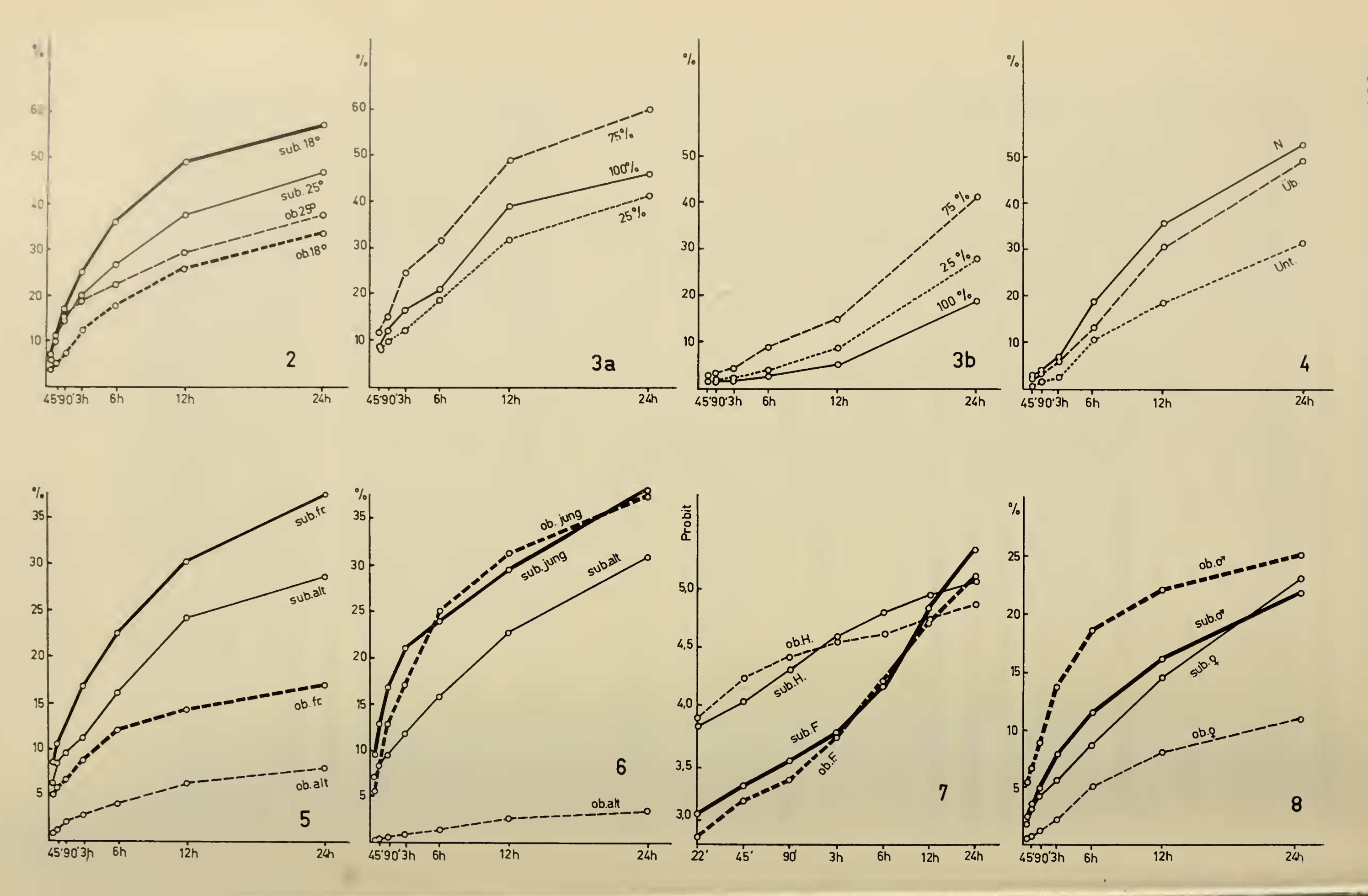
Statistische Sicherung der Unterschiede zwischen den Ausbreitungsraten von gefütterten und von Hungertieren.

Art		22′	45′	90′	3 h.	6 h.	12 h.	24 h.
sub	χ^2	29,20**	35,42**	49,10**	56,84**	35,98**	0,86	5,84*
ob	χ^2	46,44**	69,20**	80,20**	60,20**	16,82**	0,10	4,78*
	χ^2Het.	1,64	2,44	2,59	(< 1,0)			

Die Chi-Quadrate für Heterogenität sind klein, doch unterscheiden sich die Arten darin, dass der Unterschied zwischen gefütterten und Hungertieren (Abb. 7) bei *D. obscura* grösser ist als bei *D. subobscura* und die Erschöpfung der Hungertiere bei *D. obscura* rascher eintritt. Auch ist die Sterberate infolge Schwäche nach 24 Stunden grösser für *D. obscura* als für *D. subobscura.*

Populationsdichte.

In Vorversuchen mit 50, 100, 200 und 400 Tieren pro „Satz" wurde bei *D. subobscura* der Einfluss der Populationsdichte untersucht. Die höchsten durchschnittlichen Ausbreitungszahlen ergaben sich bei einer Dichte von 100 Individuen pro „Satz". Ein Schwellenwert der Populationsdichte für „Massenausbreitung" (SAKAI et al.) war in diesen Versuchen nicht feststellbar.


2
sub. 18°
sub. 25°
ob.25°
ob.18°
3a
75%
100%
25%
3b
75%
25%
100%
4
N
Üb.
Unt.
5
sub.fr
sub.alt
ob.fr
ob.alt
6
ob. jung
sub. jung
sub.alt
ob.alt
7
Probit
ob.H.
sub.H.
sub.F
ob.F
8
ob.♂
sub.♂
sub.♀
ob.♀
45' 90' 3h 6h 12h 24h
22' 45' 90' 3h 6h 12h 24h

Alter der Imagines.

Imagines im Alter von 10—16 Tagen wurden in 8 Versuchen je Art mit Imagines, die 0—3 Tage vor Versuchsbeginn geschlüpft waren, verglichen. Die Ergebnisse finden sich in Abb. 6. Bei beiden Arten wandern junge Tiere häufiger als alte. Dieser Aktivitätsunterschied ist bei *D. obscura* weit auffälliger als bei *D. subobscura* (Tab. 3).

TABELLE 3.

Statistische Sicherung der Unterschiede zwischen den Ausbreitungsraten von jungen und von alten Imagines.

Art		22′	45′	90′	3 h.	6 h.	12 h.	24 h.
sub	χ^2	1,52	3,86*	8,66**	10,44**	6,10*	3,48	2,84
ob	χ^2	19,96**	28,24**	42,66**	56,90**	83,40**	97,60**	113,50**
	χ^2Het.	11,26**	13,41**	16,94**	22,71**	37,50**	50,66**	63,78**

Geschlechtsunterschiede.

In je 20 Versuchen bei 18° und 25° wurden die Ausbreitungsleistungen der beiden Geschlechter miteinander verglichen. Abb. 8 zeigt, dass die Männchen stärker dislozieren als die Weibchen. Dieser Geschlechtsunterschied ist bei *D. obscura* grösser als bei *D. subobscura* und innerhalb *D. obscura* bei 25° grösser als bei 18° C.

ABB. 2-8.

ABB. 2. Ausbreitungen bei 18° und 25° C, für *D. subobscura (sub)* und *D. obscura (ob)*. Abszisse: Zeit von Versuchsbeginn bis Zählung. Ordinate: Summe der nach den 4 äusseren Tuben gewanderten Fliegen in Prozent aller Versuchstiere.
ABB. 3. Ausbreitungsraten bei 3 verschiedenen relativen Feuchtigkeiten, für *D. subobscura* (3a) und *D. obscura* (3b).
ABB. 4. Ausbreitungsraten bei Normaldruck (N, 720 mm Hg), Unterdruck (Unt., 710 mm) und Ueberdruck (Ueb., 730 mm), für *D. subobscura.*
ABB. 5. Ausbreitungsraten bei frischem (fr.) und altem (alt) Futter.
ABB. 6. Ausbreitungsraten von jungen und alten Imagines.
ABB. 7. Ausbreitungsraten von gefütterten Tieren (F) und Hungertieren (H) Prozente in Probit- Transformation, Zeiten logarithmisch.
ABB. 8. Ausbreitungsraten je Geschlecht, bei 25° C.

Die entsprechenden Sicherungen finden sich in Tab. 4. Aus ihr ist ersichtlich, dass die bei *D. subobscura* beobachteten Unterschiede zwischen den Geschlechtern nicht gesichert sind.

Tabelle 4.

Statistische Sicherung der Unterschiede zwischen den Ausbreitungsraten von Männchen und von Weibchen.

	Art		22′	45′	90′	3 h.	6 h.	12 h.	24 h.
18° C	sub	χ^2	0,46	0,46	0,96	0,36	1,42	2,48	1,58
	ob	χ^2	11,56**	9,00**	4,92*	8,02**	10,88**	16,40**	11,20**
		χ^2Het.	7,81*	5,75*	5,27*	5,17*	5,27*	7,54*	12,32**
25° C	sub	χ^2	0,21	0,02	0,10	0,90	0,33	0,21	0,18
	ob	χ^2	9,60**	28,16**	15,52**	21,66**	18,45**	16,33**	13,31**
		χ^2Het.	7,41*	12,13**	15,58**	16,31**	9,81**	13,87**	18,23**

Dieser auffallende Geschlechtsunterschied ist wahrscheinlich heterogener Natur. Möglicherweise sind die Weibchen schon ihrer Grösse wegen träger. Dazu mag kommen, dass Weibchen durch ihre Eilege-Tätigkeit stärker ans Substrat gebunden werden. Das Versuchsergebnis repräsentiert vielleicht schlecht die natürlichen Verhältnisse, da die Geschlechter völlig getrennt waren; es ist denkbar, dass Männchen bei Abwesenheit von Weibchen stärker in Unruhe geraten, als wenn die Geschlechter gemischt sind.

Zusammenfassung und Besprechung.

In Laboratoriumsversuchen wurde die Ausbreitungsrate von *D. subobscura* und *D. obscura* vergleichend untersucht. Hierbei wurde der Einfluss folgender Bedingungen geprüft: Temperatur (18° und 25° C), Licht (hell und dunkel, vor und bei Versuch), relative Feuchtigkeit, Luftdruck, Alter des Futters, Fütterungszustand der Imagines, Populationsdichte, Alter der Imagines, Geschlecht.

Mit Ausnahme der Populationsdichte hatten sämtliche untersuchten Faktoren bei beiden Arten einen Einfluss auf die Ausbreitungsleistung. Ausserdem ergab der Vergleich, dass die beiden Arten verschieden stark oder in verschiedenem Sinn (bei Tempe-

ratur und relativer Feuchtigkeit) auf die geprüften Bedingungen reagierten.

Im allgemeinen stimmen die Ergebnisse unserer Versuche gut überein mit Erwartungen, die auf Grund faunistischer Erhebungen (Burla 1951, 1961), wie auch von Ausbreitungsversuchen im Freiland (Burla u. Greuter 1959 *a*, 1959 *b*, Greuter 1962) bestanden. *D. obscura* findet sich vor allem im Innern von Laubwäldern, *D. subobscura* häufiger am Waldrand, sowie bei freistehenden Büschen und Bäumen. *D. obscura* wurde als relativ kaltadaptiert und stenoek, *D. subobscura* als relativ warmadaptiert und euryoek aufgefasst. Die Ergebnisse unserer Versuche bestätigen diese Bezeichnungen, wobei wir bei den Faktoren Temperatur und relative Feuchtigkeit von der Annahme ausgehen, dass Bedingungen im Bereich der artspezifischen Optima zur Trägheit veranlassen (Behaglichkeitsbedingungen), nicht optimale Bedingungen dagegen die Ortsveränderungen fördern. Die Euryoekie von *D. subobscura* kommt darin zum Ausdruck, dass diese Art auf alle Bedingungen mit weniger grossen Ausschlägen reagiert als *D. obscura*, während der Versuche weniger starke Hunger- und Schwächeerscheinungen zeigt und gegen extreme Bedingungen resistenter ist.

LITERATURVERZEICHNIS

Burla, H. 1951. *Systematik, Verbreitung und Oekologie der Drosophila-Arten der Schweiz.* Rev. suisse Zool. 58: 23-175.

— 1961. *Jahreszeitliche Häufigkeitsveränderungen bei einigen schweizerischen Drosophila-Arten.* Rev. suisse Zool. 68: 173-182.

— und Greuter, M. 1959 *a*. *Einige Komponenten des Ausbreitungsvorgangs bei Drosophila.* Vierteljahresschrift d. Naturforschenden Ges. Zürich 104: 236-245.

— und Greuter, M. 1959 *b*. *Vergleich des Migrationsverhaltens von Drosophila subobscura und D. obscura.* Rev. suisse Zool. 66: 272-279.

— und Greuter, M. 1960. *Orientierungsversuche mit Drosophila obscura und D. subobscura.* XI. Internat. Kongress für Entomologie. 597-598.

Greuter, M. 1962. *Vergleich der Ausbreitungsaktivität von Drosophila subobscura und D. obscura.* Dissertation Univ. Zürich (im Druck).

Sakai K., Narise, T., Hiraizumi, Y. and Iyama, S. 1957. *Experimental studies on migration in Drosophila melanogaster.* Evolution XII: 93-101.

Wilson, R. E. 1921. *Humidity control by means of sulfuric acid solution, with critical compilation of vapour pressure data.* J. of Industr. and Engen. Chemistry 13 (4): 324.

Zwicky, K. 1949. *Die Vorzugstemperatur, speziell bei der Gattung Drosophila.* Diplomarbeit Univ. Zürich (unveröffentlicht).

No 20. **H. Mislin** und **D. Rathenow**, Mainz. — Experimentelle Untersuchungen über die Bewegungskoordination der Lymphangione (*Cavia porcellus* L.). (Mit 7 Textabbildungen.)

Fragestellung.

Mit dem Lymphgefässpräparat (Mislin 1961 *a* u. *b*) wurde gezeigt, dass das einzelne Klappensegment (Lymphangion) ein autonom-pulsierendes Leistungselement darstellt. Dennoch erfolgen die aktiven und rhythmischen Kontraktionen benachbarter Lymphangione meist koordiniert in metachroner Reihenfolge, worin wohl auch der eigentliche Förderungsmechanismus für die Lymphe zu sehen ist. Zum Studium dieser auffälligen Bewegungskoordination der relativ selbständigen Segmente, erwies sich das Lymphgefässpräparat als besonders geeignet. Bisher wurde entwickelt, dass der Funktionszusammenhang zwischen verschiedenen Lymphangionen unmittelbarer Nachbarschaft wesentlich auf intravasalen Dehnungsreizen beruhe. Mit Anstieg des Binnendrucks steigt auch die Pulsfrequenz der Lymphangione an. Es war damit anzunehmen, dass auf dem Wege eines Zuges, durch den Dehnungszustände in angeschlossenen Segmenten geschaffen werden, eine Bewegungskoordination zustandekommt. Die gegenseitige mechanische Beeinflussung der einzelnen Lymphangione erwies sich als eine Dreifache: 1. durch den unmittelbaren Zug, den benachbarte Lymphangione aufeinander ausüben; 2. durch den Lymphumlauf selber. Die Lymphe, die aus einem Lymphangion infolge seiner